

НИКИТИНА

Наталья Геннадьевна

**ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЧЕРЕПА И КОЖНЫХ ПОКРОВОВ
ГЕKKОНОВЫХ ЯЩЕРИЦ (REPTILIA: SAURIA: GEKKOTA)
И ИХ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ**

Специальность 03.00.08 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Санкт-Петербург

2009

Работа выполнена в Лаборатории орнитологии и герпетологии
Зоологического института РАН
и МУК «Ярославский зоопарк», г. Ярославль

Научный руководитель:

доктор биологических наук,
профессор

Н. Б. Ананьева

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
доктор биологических наук

А. О. Аверьянов

Г. О. Черепанов

Ведущая организация: кафедра зоологии позвоночных

Московского государственного университета
им. М. В. Ломоносова

Защита диссертации состоится « ____ » _____ 2009 г.
в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002 223 02
при Зоологическом институте РАН по адресу:
199034, г. Санкт-Петербург, Университетская набережная, д. 1.
Факс (812) 328-2941

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке
Зоологического института РАН

Автореферат разослан « ____ » _____ 2009 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета, д.б.н.

В. Г. Сиделёва

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы

Согласно современным взглядам на филогению чешуйчатых рептилий, среди ящериц выделяются три основные эволюционные линии: Iguania, Autarchoglossa (Anguinomorpha + Scincomorpha) и Gekkota (Rieppel, 1988; Townsend et al., 2004, Macey et al., 2005). Инфраотряд Gekkota включает пять семейств: Eublepharidae, Gekkonidae, Pygopodidae, Diplodactylidae и Carphodactylidae, видовой состав которых насчитывает около 1110 видов, входящих в 116 родов. Современные филогенетические исследования с использованием анализа митохондриальной и ядерной ДНК подтверждают монофилию семейств Eublepharidae, Gekkonidae и Pygopodidae, а также дают основание для уточнения филогенетических взаимоотношений семейств Diplodactylidae и Carphodactylidae (Han et al., 2004).

Филогенетические связи внутри семейства Gekkonidae и монофилия отдельных составляющих его родов (*Gekko*, *Cyrtopodion*, *Gehyra*, *Sphaerodactylus*, *Hemidactylus*) исследовались с применением морфологических, биохимических, иммунологических и молекулярно-генетических методов (Kluge, 1962, 1968, 1975; Joger, 1985; Macey et al., 1997, 2000; Han et al., 2004). Однако до настоящего времени сведения о составе и филогенетических взаимоотношениях многих родов (*Teratoscincus*, *Cyrtodactylus*, *Phyllodactylus*, *Pachydactylus*) этого обширного семейства, объединяющего около 80 родов и свыше 900 видов, являются неполными и нуждаются в уточнении и дополнении. Остеология, строение зубной системы и кожных покровов, а также другие морфологические признаки, которые традиционно применяются в таксономии и филогении ящериц, до настоящего времени остаются не изученными у многих видов семейства Gekkonidae.

Цель и задачи исследования

Цель работы – исследование особенностей строения черепа и кожных покровов гекконовых ящериц и установление филогенетического положения рода *Teratoscincus* внутри семейства Gekkonidae на основе анализа краниологических признаков.

Данная цель определила следующие задачи:

1. Дать сравнительную характеристику строения черепных костей и зубной системы у 39 видов, относящихся к 20 родам и 4 семействам гекконовых ящериц.

2. Провести сравнительный анализ особенностей структуры кожных покровов (характер поверхности щитков, число и строение рецепторов) у 6 видов сцинковых гекконов и 4 видов зублефарид.
3. Определить признаки, значимые для филогенетического анализа, и оценить их состояние.
4. Выявить филогенетические связи внутри семейства Gekkonidae и положение рода *Teratoscincus*.

Научная новизна

- Впервые изучены особенности строения черепа и дано подробное описание каждой из 28 костей, его составляющих, у 39 видов из 4 семейств гекконовых ящериц; создан остеологический атлас (10 рисунков черепов, 372 рисунка нижнечелюстных и черепных костей).

- Проведено сравнительное исследование строения черепа у всех шести видов рода *Teratoscincus*: *T. scincus*, *T. przewalskii*, *T. keyserlingii*, *T. bedriagai*, *T. roborowskii*, *T. microlepis*; при этом данные по последним четырём видам получены впервые.

- На основании применения метода электронной микроскопии исследовано строение зубной системы у 19 видов из 13 родов гекконовых ящериц.

- Установлены 67 важных морфологических признаков строения черепа и зубной системы, которые использованы для филогенетических построений.

Теоретическая и практическая ценность работы

Результаты проведённого исследования важны для установления филогенетически значимых остеологических признаков при выяснении связей внутри семейства Gekkonidae. а также уточнения филогенетического положения (статуса рода или подсемейства в составе семейства) рода *Teratoscincus*. Полученные данные по особенностям строения черепа и зубной системы могут быть использованы в диагнозах видов и родов гекконовых ящериц и служить основанием для создания остеологического атласа - определителя. Результаты исследования могут быть использованы в университетских курсах по зоологии позвоночных и герпетологии.

Апробация работы

Результаты исследований были представлены на 12-ом Конгрессе Европейского Герпетологического общества (Санкт-Петербург, 2003 г.), Первом и Третьем съездах

герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино, 2000, 2006 г.) и на семинарах лаборатории орнитологии и герпетологии Зоологического института РАН.

Публикации

По материалам диссертации опубликовано 6 статей, из них 3 – в изданиях, рекомендованных ВАК.

Структура и объём диссертации

Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и 2 приложений. Основная часть диссертации изложена на 153 страницах, содержит 24 листа рисунков и 7 листов фотографий. Приложения изложены на 40 страницах. Список цитированной литературы содержит 138 названий, из них 41 отечественный и 97 иностранных источников.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность своему научному руководителю, д.б.н., профессору Н. Б. Ананьевой за постоянную помощь в выполнении настоящей работы.

Особая благодарность коллективу отделения герпетологии Зоологического института РАН за внимание и поддержку на всех этапах работы. Я благодарна к.б.н. И. Г. Данилову за неоценимую помощь в освоении компьютерных программ. Благодарю инженера Т. К. Цогоева за помощь в проведении исследований с использованием электронного растрового микроскопа. Я благодарна к.б.н В. Ф. Орловой, Е. М. Дунаеву и Р. А. Назарову за предоставленные материалы и ценные рекомендации. Благодарю директора Тульского экзотариума С. А. Рябова и его сотрудников за предоставление материала для краниологических исследований. Я признательна руководству Ярославского зоопарка, к.б.н. Т. К. Бараташвили и к.б.н. В. М. Куделину, за содействие в осуществлении научной работы и подготовке диссертации.

Работа выполнена при частичном финансировании из Программы Президента РФ по поддержке научных школ НШ 4212.2006.4, НШ 119.2008.4 и с использованием коллекции ЗИН РАН (УФК ЗИН рег. N 2-20).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

Обосновывается актуальность остеологических исследований и их значение для анализа филогенетических связей гекконовых ящериц.

Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследовано 227 экземпляров гекконовых ящериц (из них 160 относятся к сем. Gekkonidae (85 – роду *Teratoscincus*), 55 – сем. Eublepharidae, 9 – сем. Diplodactylidae, 3 – сем. Carphodactylidae) и 10 экземпляров сцинкоморфных ящериц (сем. Scincidae).

Материалом для исследований послужили коллекции отделения герпетологии Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург), Зоологического музея МГУ им. Ломоносова (г. Москва) и Тульского экзотариума. Черепа и отдельные кости были приготовлены одним из методов мацерации - воздействием на мускулатуру раствора антиформина. В ходе работы проводились стандартные и введенные автором измерения черепа и нижней челюсти, а также отдельных составляющих их костей. Исследование зубной системы и особенностей структуры покровов проводилось с использованием бинокулярного микроскопа и электронного растрового микроскопа в Зоологическом институте РАН по стандартной методике (Line, 1999).

По строению черепов и костей подготовлен иллюстративный материал. Рисунки выполнены автором с использованием бинокулярного микроскопа МБС-10, цифровой фотокамеры Panasonic DMC-LX2 и обработаны с помощью компьютерных программ Adobe Photoshop версия 9.0 и Corel Draw версия 12.

Для филогенетического анализа использованы компьютерные программы NDE, TreeView, PAUP и NONA.

Глава 2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНИИ ГЕККОНОВЫХ ЯЩЕРИЦ

Данная глава содержит литературный обзор истории изучения гекконовых ящериц. Подглавы 2.1 – 2.5 посвящены истории остеологических исследований и использованию морфологических признаков в систематике и филогении ящериц; 2.6 - филогенетическим связям внутри инфраотряда Gekkota; 2.7 - характеристике семейств гекконовых ящериц; 2.8 - значимости морфологических признаков гекконовых ящериц для филогенетических построений.

Глава 3. СТРОЕНИЕ ЧЕРЕПА ГЕККОНОВЫХ ЯЩЕРИЦ

В главе представлено подробное сравнительное описание 28 черепных костей 39 видов из 4 семейств гекконовых ящериц. Отмеченные особенности строения проиллюстрированы рисунками.

Краниологическими признаками, свойственными всем исследованным 39 видам **инфраотряда Gekkota**, являются следующие: пластинчатая кость редуцирована; носовой отросток предчелюстной кости длинный; септомаксиллярная кость присутствует; лобные кости сливаются, их нижние отростки соединяются ниже ольфакторного канала; заглазничная и надвисочная дуги отсутствуют; теменные кости широкие, с хорошо выраженными задними отростками; зона контакта теменной и переднеушной костей широкая; присутствуют хорошо выраженные парокципитальные отростки, которые соединяются с квадратными костями; стремя перфорировано отверстием для стапедиальной артерии.

Ниже перечислены характерные краниологические признаки каждого из исследованных нами семейств, отличающие их от остальных трёх исследованных семейств гекконовых ящериц.

Общими черепными признаками 8 видов **сем. Eublepharidae** являются следующие: угловая кость присутствует в свободном состоянии; венечная кость высокая; впадина в основании зубов на верхнечелюстной кости отсутствует; передний отдел носовой кости расширен; нижнелобные отростки отсутствуют; на переднем крае лобной кости есть два краевых выступа; задний отдел лобной кости узкий; теменная кость непарная; заднетеменные отростки широкие и имеют треугольную форму; центральный отросток нижнетеменного гребня слабо развит; задний отдел предлобной кости короткий; боковой отросток и задний отдел наружной крыловидной кости имеют прямоугольную форму.

В строении черепа 4 видов **сем. Diplodactylidae** отмечены следующие особенности: засочленовный отросток узкий; надугловая и сочленовная кости сливаются; переднебоковой отросток венечной кости короткий; предчелюстная кость раздвоена в верхнем отделе; носовой отросток предчелюстной кости широкий; верхнекрыловидная кость короткая; передний отдел предлобной кости широкий; зазубренные нижние отростки лобной кости широкие; передний отдел переднеушной кости расширен.

В строении черепа одного исследованного вида **сем. Carphodactylidae** (*Nephrurus laevis*) отмечены следующие особенности: пластинчатая кость широкая;

засочленовный отросток узкий; предчелюстные кости парные; передний отдел предлобной кости широкий; ветви заднелобной кости соединяются с образованием острого угла; нижние отростки лобной кости широкие и зазубренные; передний отдел переднеушной кости расширен.

Для черепа 27 видов **сем. Gekkonidae** характерны следующие признаки: засочленовный отросток широкий; предчелюстная кость непарная; тело септомаксиллярной кости имеет прямоугольную форму; вершина дорсального отростка верхнечелюстной кости заострена и направлена назад; заднебоковой отросток сошника имеет латеральное направление; носовые кости узкие; зубец крыловидной кости низкий, вырезка перед ним округлой формы; парокципитальный отросток расширенный; передний отдел переднеушной кости заостренный.

Среди исследованных видов наиболее отличаются строением черепных костей от других гекконид представители родов *Teratoscincus*, *Uroplatus* и *Phelsuma*.

Так, строение черепа 6 видов рода *Teratoscincus* имеет следующие характерные особенности: угловая кость присутствует в свободном состоянии; лобные кости парные; переднебоковой отросток венечной кости короткий; задний отдел носовой кости расширен; сошники треугольные с массивными заднебоковыми отростками; теменная ветвь заднелобной кости изогнута; заднетеменные отростки прикрепляются к дистальным краям задних отделов парокципитальных отростков; чешуйчатая кость отсутствует; передний отдел переднеушной кости округлый.

Наше исследование показало, что наибольшим разнообразием строения отличаются кости нёба и крыши черепа, а также венечная и пластинчатая кости нижней челюсти. Наименьшее количество структурных вариантов обнаружено у надугловой и сочленовной костей нижней челюсти, а также костей заднего отдела черепа (затылочных и слуховых).

Глава 4. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЗУБНОЙ СИСТЕМЫ ГЕККОНОВЫХ ЯЩЕРИЦ

К основным особенностям строения зубной системы всех гекконовых ящериц относятся: гомодонтность, плевродонтное прикрепление зубов к несущей кости и их частая смена. Согласно полученным нами данным, важными признаками для филогенетического анализа являются следующие: число зубов на несущей кости; форма зубов и положение их вершин; положение в ряду наиболее крупных зубов; число гребней на зубной поверхности.

Для 26 видов из 39 исследованных нами типичен набор из 30 – 40 зубов на несущей кости. Меньшее число зубов (до 20) отмечено только у *Alsophylax pipiens*, *Mediodactylus russowi*, а также *Phelsuma laticauda* и *Ph. serraticauda* (сем. Gekkonidae). Максимальным числом зубов из исследованных видов (50 и выше) отличаются *Goniurosaurus kuroiwae* и *G. murphy*, *Aeluroscalabotes felinus* (сем. Eublepharidae), а также представители рода *Uroplatus* (*fimbriatus*, *henkeli*, *fantasticus*) и *Cyrtodactylus louisianensis* (сем. Gekkonidae).

Наиболее распространённой является коническая форма зуба, с заострённой или округлой вершиной. Реже (только у представителей рода *Uroplatus* из гекконид и рода *Goniurosaurus* из эублефарид) встречается прямоугольная форма зубов. У 5 видов из сем. Eublepharidae, Gekkonidae, Diplodactylidae дистальные отделы зубов изогнуты.

Наиболее крупные зубы располагаются в середине или конце ряда у всех исследованных родов гекконовых ящериц, кроме *Rhacodactylus* (сем. Diplodactylidae).

Исследования зубной поверхности 25 видов гекконов с помощью электронной микроскопии показали, что она скульптурирована одним, двумя или, реже, несколькими (до 4) гребнями, разделёнными бороздой. Как правило, для зубов гекконовых ящериц характерно наличие двух гребней в апикальной области: лингвальный и лабиальный, степень развития которых варьирует среди видов. В наименьшей степени рельеф зубной поверхности выражен у *Eublepharis* и *Hemitheconyx* (сем. Eublepharidae), *Phelsuma* (сем. Gekkonidae) (рис. 1А), *Rhacodactylus* (сем. Diplodactylidae) и *Nephrurus* (сем. Carphodactylidae). Максимального развития среди всех исследованных нами гекконов гребни достигают у трёх видов рода *Goniurosaurus* (сем. Eublepharidae): 4 - на зубах нижней челюсти, по 3 и 1 – на зубах предчелюстной и верхнечелюстной костей соответственно (рис. 1Б). В этом случае гребни занимают горизонтальное положение и располагаются равномерно по всей поверхности зуба.

Строение зубной поверхности у сцинковых гекконов (рис. 1В) не обнаруживает отличительных родовых особенностей. Форма зубов и расположение гребней у 6 видов р. *Teratoscincus* сходны с таковыми у представителей родов *Gekko*, *Cyrtopodion* и *Crossobamon*.

Отмечено, что на зубах видов рода *Teratoscincus* гребни развиты в разной степени. В ряду видов следующим образом прослеживается постепенное ослабление рельефа зубной поверхности: *T. scincus* - *T. keyserlingii* - *T. microlepis* - *T. roborowskii* - *T. przewalskii* - *T. bedriagai*.

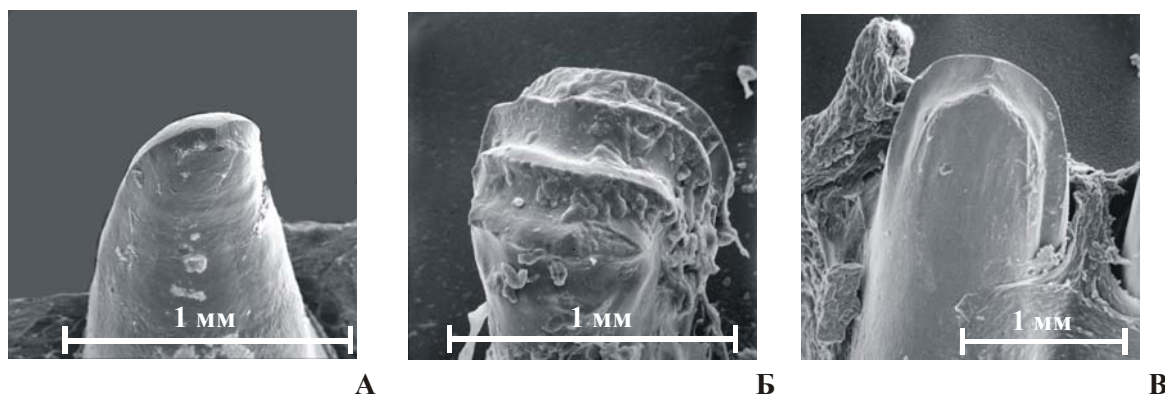


Рис. 1. Строение зубной поверхности гекконовых ящериц (зубы нижней челюсти): А – *Phelsuma madagascariensis*; Б – *Goniurosaurus kuroiwae*; В – *Teratoscincus scincus*.

Глава 5. СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ КОЖНЫХ ПОКРОВОВ ГЕККОНОВЫХ ЯЩЕРИЦ СЕМ. EUBLEPHARIDAE И СЕМ. GEKKONIDAE (РОД *TERATOSCINCUS*)

Исследование структуры кожных покровов 6 видов сем. Gekkonidae (принадлежащих к одному роду – *Teratoscincus*) и 4 видов сем. Eublepharidae включает данные по строению поверхности щитков, локализации, количеству и строению рецепторов, наличию в их составе ворсинок.

Исследовались участки подбородочных, губных, дорсальных головных, спинных и брюшных щитков.

В результате исследований установлено, что для всех щитков сцинковых гекконов характерна складчатая микроструктура поверхности, и только для брюшных щитков 3 видов (*T. roborowskii*, *bedriagai*, *microlepis*) - ворсистая. Поверхность щитков эubleфарид складчато-бугорчатая (головные и спинные щитки *Eublepharis macularius*, *Coleonyx mitratus*, *Hemitheconyx caudicinctus*) или зернистая (щитки поверхности головы и тела *Aeluroscalabotes felinus*, брюшные щитки остальных трёх вышеперечисленных видов эubleфарид).

Выявлено наличие двух основных типов локализации рецепторов – по периферии щитка и по всей его поверхности (во втором случае сенсорные органы более многочисленны).

Рецепторы сцинковых гекконов представляют собой углубления с выпуклостью на дне в форме полукольца (рис. 2А, Б), из которой может выходить ворсинка. В составе рецепторов губных щитков ворсинки отмечены не были, предположительно, последние могли быть повреждены.

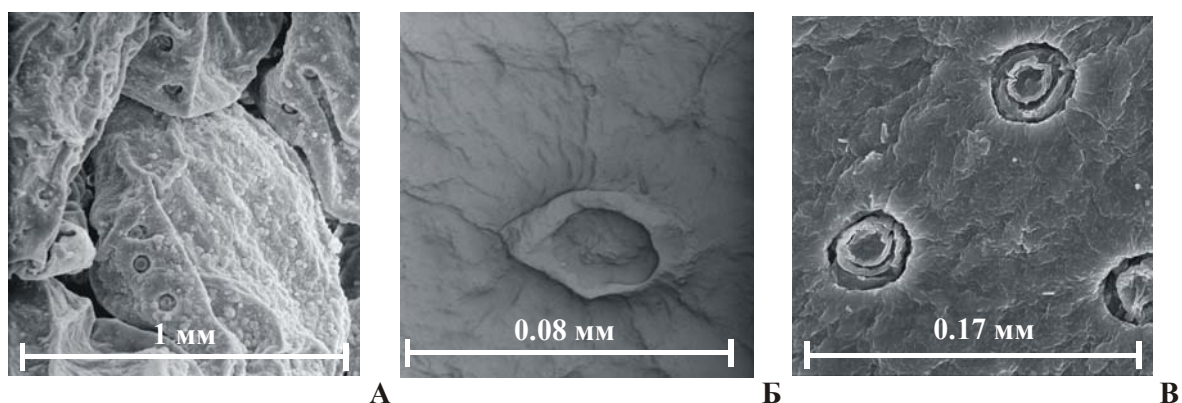


Рис. 2. Кожные рецепторы сцинковых гекконов (А, Б) и эubleфарид (В): А – щитки верхней поверхности головы с рецепторами; Б, В – губные рецепторы.

Общими чертами сцинковых и эubleфаридных гекконов являются высокая рецептивная плотность подбородочных и губных щитков, а также размеры рецепторов (табл. 1). Различия касаются микроструктуры поверхности покровов, количества рецепторов на щитке (табл. 1) и их строения. Форма рецептора исследованных нами представителей сем. Eublepharidae отличается от таковой сцинковых гекконов тем, что внутренняя часть рецепторов дорсальной части головы содержит двойное кольцо складок (рис. 2В), а подбородочных рецепторов – выступ в виде утолщённого валика, что не характерно для *Teratoscincus*. Ворсинки в составе рецепторов обнаружены не были.

Таблица 1. Размеры и количество рецепторов у сцинковых гекконов и эubleфарид.

| Таксон | Размер рецептора, микрон | | | Кол-во рецепторов на один щиток | | | |
|---|--------------------------|--------------|---------------|---------------------------------|--------------|---|--|
| | Головной щиток | Губной щиток | Спинной щиток | Головной щиток | Губной щиток | Спинной щиток | Брюшной щиток |
| Сем. Gekkonidae (<i>Teratoscincus</i>) | 40 | 45 | 48 | 1 – 4 | 20 – 25 | до 7 (у 2 видов) 10 – 15 (у 3 видов) | 5 – 6 (у 2 видов) до 15 (у 3 видов) |
| Сем. Eublepharidae | 40 | 40 | 45 | 10 | 20 – 25 | до 15 | до 10 |

Строение кожных покровов *Aeluroscalabotes felinus* (сем. Eublepharidae) – вида, выделенного в самостоятельное подсемейство (Grismer, 1988), – отличается от такового остальных исследованных видов эubleфарид зернистой поверхностью щитков и строением рецепторов. Последние представляют собой ямки с нечёткими контурами, в которых отсутствуют внутренние структуры (складки или ворсинки).

Глава 6. АНАЛИЗ ОСТЕОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ГЕККОНОВЫХ ЯЩЕРИЦ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПОСТРОЕНИЙ

В ходе исследования 39 видов гекконовых ящериц, принадлежащих к 20 родам и 4 семействам, отмечено 156 морфологических признаков черепа и 10 признаков зубной системы, 120 из которых описаны впервые. Из них для филогенетического анализа были выделены 62 признака из первой группы и 5 – из второй. 22 признака использовались ранее в филогенетическом анализе разными авторами (Camp, 1923; Wellborn, 1933; Kluge, 1967, 1976, 1983; Bauer, Russell, 1988; Estes et al., 1988; Grismer, 1988). Часть из них была несколько изменена или дополнена.

Выбор признаков зависел от возможности определения терминальных состояний (производное, или апоморфное и примитивное, или плезиоморфное). В анализе не использовались признаки, состояния которых имели равное распространение среди исследованных видов (например, количество отверстий в пластинчатой кости, различия в ширине ветвей заднелобной кости). В анализ не включались признаки, встречающиеся в разных семействах исследуемых ящериц, то есть имеющие, по всей вероятности, независимое происхождение (например, центральный поперечный гребень верхнезатылочной кости хорошо выражен у 7 видов сем. Gekkonidae, 5 видов сем. Eublepharidae и 3 видов сем. Diplodactylidae). Для анализа были отобраны как качественные (особенности строения), так и количественные (например, число зубов, парное или непарное состояние кости) признаки, в том числе учитывались относительные размеры исследуемых костей и их отделов (длина и высота костей, ширина их отделов, длина отростков).

У 7 признаков из 67 было отмечено три состояния, у 1 признака – четыре состояния, все остальные признаки являются бинарными.

Gekkota рассматривается в качестве сестринского таксона Scincomorpha (Estes et al., 1988; Presch, 1988). По этой причине, при выборе внешней группы (с учётом имевшегося в наличии материала) мы остановились на представителях таксона Scincomorpha (сем. Scincidae). В нашу матрицу было введено 10 дополнительных

признаков, имеющих разные состояния в каждом из этих надотрядов (по данным вышеуказанных авторов).

Характерные признаки семейств.

Сем. Eublepharidae.

Исследование показало, что для 8 видов зублефарид характерно наличие 25 апоморфных признаков, из которых 7 являются аутапоморфными: максимальное развитие зубных гребней (рис. 1В); расширение переднего отдела носовой кости (рис. 3А); формирование всего заднего края ноздри передним отделом носовой кости; отсутствие нижнелобных отростков; значительная ширина и треугольная форма заднетеменных отростков (рис. 3Б); соединение лобных выступов предлобных костей на вентромедиальной стороне лобной кости; прямоугольная форма бокового отростка и заднего отдела наружной крыловидной кости (рис. 3В). Первый признак характерен только для представителей рода *Goniurosaurus*.

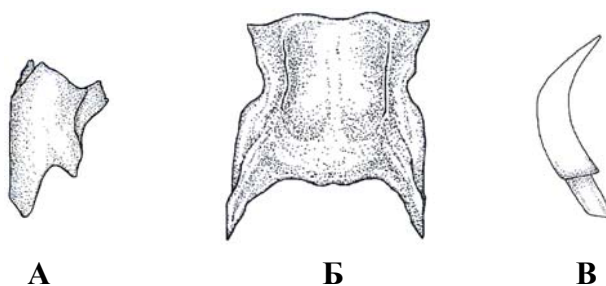


Рис. 3. Носовая кость (А), теменная кость (Б) и наружная крыловидная кость *Eublepharis macularius*.

Сем. Diplodactylidae.

Для 4 видов диплодактилид отмечен 31 апоморфный признак, из которых 5 являются аутапоморфиями: расположение наиболее крупных зубов в начале ряда (рис. 4А); непарное, но частично раздвоенное состояние предчелюстной кости (рис. 4Б); значительная длина заднетеменных отростков, которые образуют с телом кости угол около 70° и ограничивают парокципитальные отростки по всему боковому краю последних. Все перечисленные признаки, кроме второго, относятся к одному роду – *Rhacodactylus*, второй признак из перечисленных является аутапоморфным для всех исследованных видов семейства.

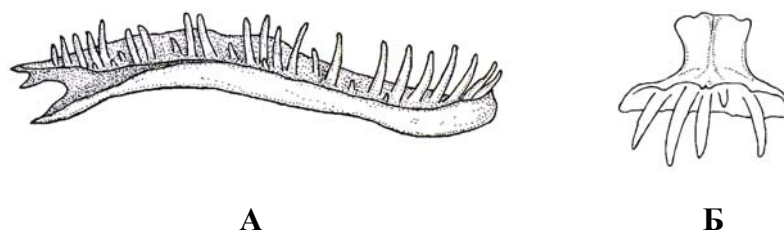


Рис. 4. Зубная кость (А) и предчелюстная кость (Б) *Rhacodactylus auriculatus*.

Сем. Gekkonidae.

У 27 исследованных видов этого семейства выделен 51 апоморфный признак. 17 признаков являются аутапоморфными, 12 из них характерны только для 1 – 2 видов семейства. Аутапоморфными краниологическими признаками гекконид являются: прямоугольная форма тела септомаксиллярной кости и превышение его длины наиболее длинным отростком (рис. 5А); направленный латерально заднебоковой отросток сошника (рис. 6Б); небольшие размеры зубца крыловидной кости и округлая форма вырезки перед ним (рис. 5В); вытянутое в ширину тело основной клиновидной кости; направленный кзади нижний выступ переднеушной кости.

Результатом компьютерной обработки 77 краниологических признаков, с учётом их состояний, стало следующее филогенетическое дерево (рис. 6), в котором выделяются три клады, соответствующие трём основным группам внутри Gekkota: Eublepharidae, Diplodactylidae + Carphodactylidae и Gekkonidae.

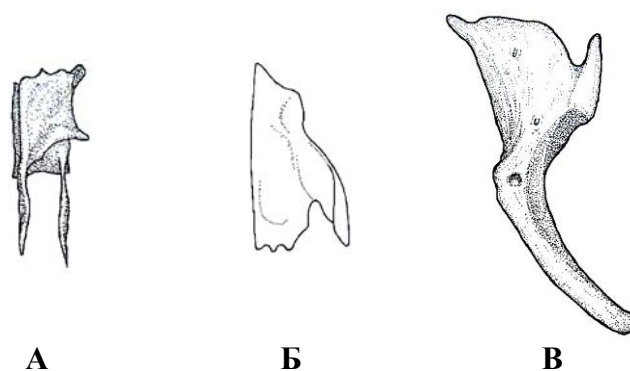


Рис. 5. Септомаксиллярная кость *Teratoscincus scincus* (А), сошник *Crossobamon ewersmanni* (Б), крыловидная кость *Gekko gecko* (В).

Специальную задачу представляет предпринятое нами исследование ставшего предметом многолетних дискуссий филогенетического положения рода *Teratoscincus*, таксономический состав которого за последние годы увеличился с 4 до 6 видов

(Kluge, 1967, 1987; Grismer, 1988; Anderson, 1999; Han et al., 2004; Macey et al., 1997, 2005). В 1987 г. в ходе ревизии, основанной на принципах филогенетической систематики (Kluge, 1987), род *Teratoscincus* был определён указанным автором как сестринский таксон для остальных гекконид, что послужило основой для выделения этого рода в самостоятельное подсемейство Teratoscincinae, но результаты исследования *C-mos* и 12S рРНК последовательности (Han et al., 2004) опровергают это заключение.

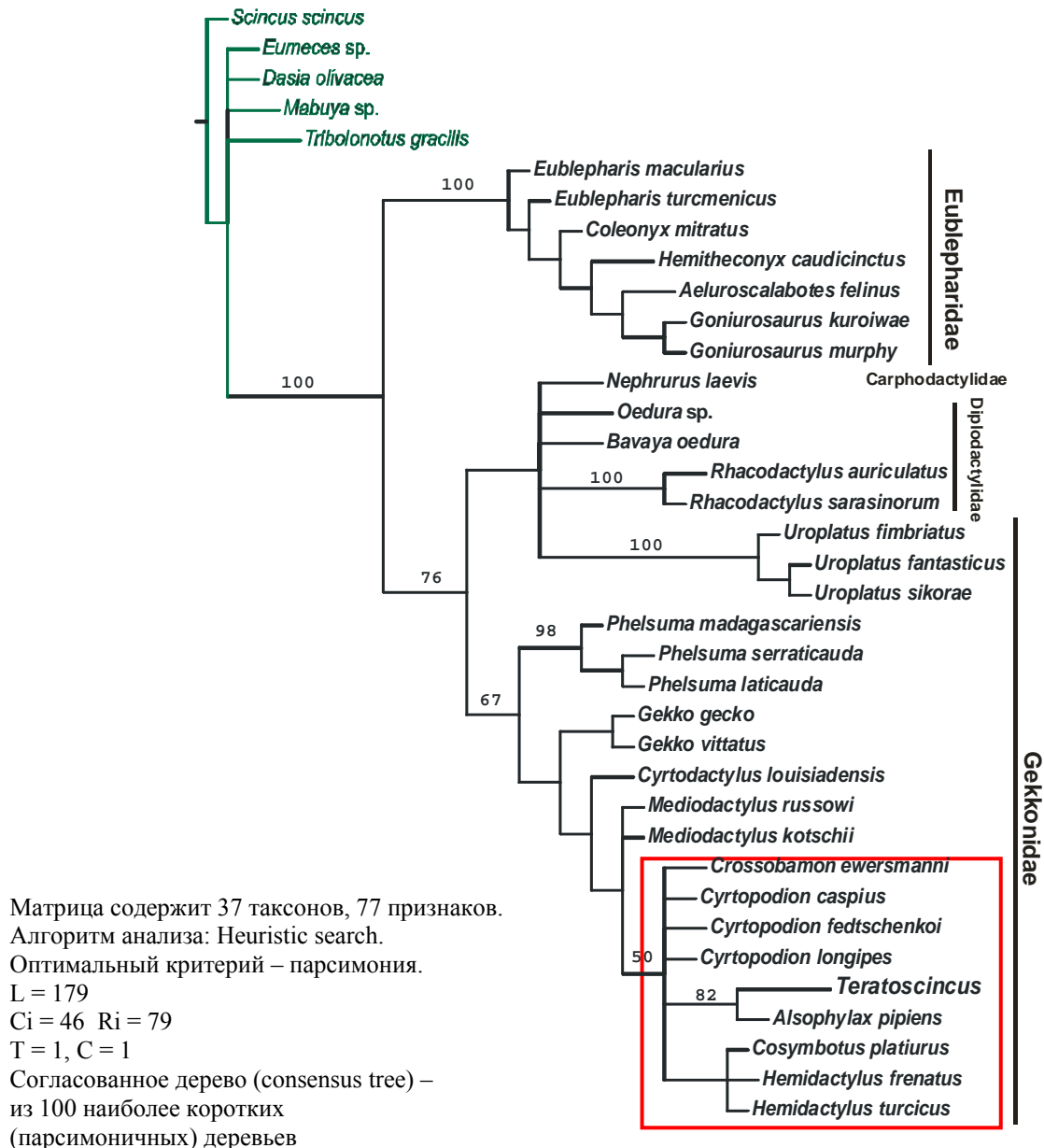


Рис. 6. Кладограмма, полученная в результате филогенетического анализа краниологических признаков инфраотряда Gekkota.

Из 77 признаков, использованных нами при филогенетическом анализе, род *Teratoscincus* характеризуют 22 апоморфных признака. Аутапоморфными признаками сцинковых гекконов являются следующие: расширение заднего отдела носовой кости (рис. 7А), прикрепление заднетеменных отростков к дистальным краям задних отделов парокципитальных отростков и наличие треугольных сошников с массивным заднебоковым отростком (рис. 7Б).

Установлено, что род *Teratoscincus* объединяют с родом *Alsophylax* 4 частных (не характерных для всех гекконид) остеологических признака, с родом *Cyrtopodion* – 3, с родами *Crossobamon*, *Mediodactylus*, *Phelsuma* – по 2, с родами *Hemidactylus* и *Uroplatus* – по одному признаку. В последнем случае сходство, по всей вероятности, является конвергентным. Со всеми исследованными видами гекконид сцинковых гекконов объединяет 8 апоморфных признаков, с эублефаридами – 5, диплодактилидами – 3, *Nephruurus laevis* – 2 признака. Предположительно, в последних трёх случаях имеет место независимое происхождение этих признаков.

На рисунке 6 рамкой выделена клада, в которую попадают сцинковые гекконы вместе с родами *Alsophylax*, *Cosymbotus*, *Crossobamon*, *Cyrtopodion* и *Hemidactylus*. Сестринским родом для *Teratoscincus* является *Alsophylax*. Эти два рода объединяются двумя признаками, не встречающимися среди других исследованных гекконов – наличием коротких заднетеменных отростков и коротких наружных крыловидных костей.

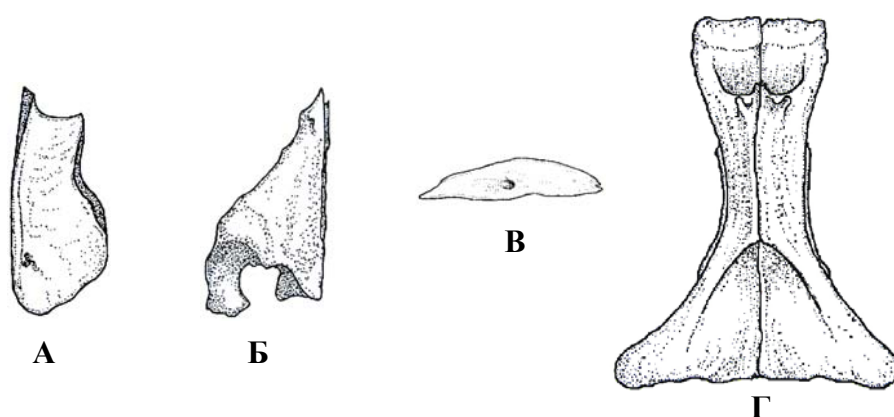
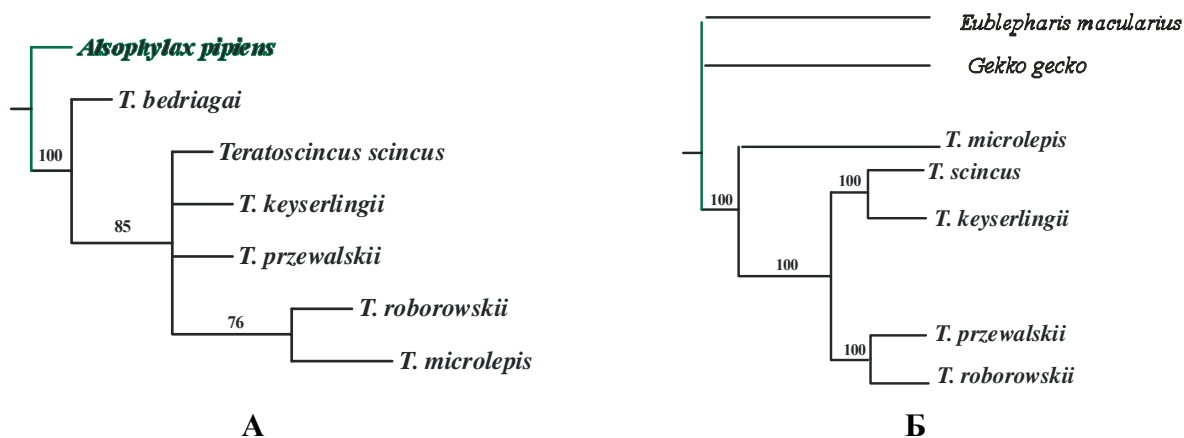


Рис. 7. Сошник (А), носовая кость (Б), угловая кость (В), лобные кости (Г) *Teratoscincus scincus*.

Согласно нашим данным, строение черепных костей сцинковых гекконов характеризуется 3 аутапоморфными, 1 аутплезиоморфным, 19 синапоморфными

признаками. От большинства других гекконовых ящериц (в том числе всех членов сем. Gekkonidae) род *Teratoscincus* отличается присутствием свободной угловой кости (рис. 7В) и парным состоянием лобных костей (рис. 7Г). Оба признака считаются примитивными, первый из них объединяет сцинковых гекконов с эублефаридами, а второй рассматривается как реверсия (возврат от слитого состояния лобных костей). Черепная остеология рассматриваемого рода обнаруживает значительное количество черт, присутствующих в том или ином виде у других представителей семейства Gekkonidae; собственных остеологических черт (аутапоморфий) только три. Исходя из этого, мы полагаем, что наши исследования не подтверждают точку зрения о выделении монофилетического рода сцинковых гекконов в отдельное подсемейство.

При проведении анализа филогенетических взаимоотношений 6 видов сцинковых гекконов (4 из них исследованы впервые) в качестве внешней группы использовался сестринский род *Alsophylax*. В результате обработки этих данных получена кладограмма, иллюстрирующая филогенетические взаимоотношения внутри рода *Teratoscincus* (рис. 8).



Матрица содержит 7 таксонов, 11 признаков.
 Алгоритм анализа: Branch-and-Bound.
 Оптимальный критерий – парсимония.
 L = 15
 Ci = 66 Ri = 58
 T = 1, C = 1
 Согласованное дерево (consensus tree) –
 из 4 наиболее коротких (парсимоничных) деревьев

Рис. 8. Кладограммы, иллюстрирующие внутривидовые связи сцинковых гекконов: А – по результатам представленной диссертационной работы, Б – по результатам молекулярно-филогенетического исследования Мэйси с соавторами (Macey et al., 2005).

В 2005 году Мэйси с соавторами дал оценку биогеографических паттернов и филогенетических связей четырёх видов сцинковых гекконов на основании анализа полного митохондриального генома. Согласно этим результатам, *T. microlepis* занимает базальное положение внутри клады, включающей виды *scincus*, *keyserlingii*, *przewalskii* и *roborowskii* и, в свою очередь, разделяется на 2 субклады, объединяющие пары сестринских видов - *scincus* и *keyserlingii*, *przewalskii* и *roborowskii*.

Согласно результатам исследования настоящей диссертационной работы, виды *T. roborowskii* и *T. microlepis* являются сестринскими, а *T. bedriagai* занял, в свою очередь, положение в качестве сестринского таксона к этим видам.

ВЫВОДЫ

1. Выявлено, что из черепных костей 39 исследованных видов гекконовых ящериц наиболее разнообразным строением отличаются кости нёба и крыши черепа, а также венечная и пластинчатая кости нижней челюсти. Наиболее консервативное и сходное строение у разных родов и семейств гекконов имеют надугловая и сочленовная кости нижней челюсти, а также кости затылочного и слухового отделов черепа.

2. Установлено, что для зубной системы 66.6% всех исследованных видов гекконовых ящериц характерен набор из 30 – 40 зубов на несущей кости, 20.5% - 50 и более, 10.3 % - менее 20 зубов. Сцинковые гекконы входят в первую группу из перечисленных. Поверхность зубов у 36 видов из 12 родов и 4 семейств гекконовых ящериц скульптурирована двумя гребнями. Наличие трёх – четырёх гребней на зубной поверхности является отличительным признаком трёх исследованных видов рода *Goniurosaurus* (сем. Eublepharidae).

3. Выявлено, что кожные покровы 6 видов сцинковых гекконов и 4 видов эubleфарид характеризуются единообразием общего типа и строения рецепторов, снабжённых ворсинками, а также высокой рецептивной плотностью щитков. Для сенсорных структур всех исследованных видов характерны мелкие размеры, два основных типа локализации (по периферии щитка и по всей его поверхности) и максимальная концентрация на губных и подбородочных щитках. Различия кожных покровов сцинковых гекконов и эubleфарид выражаются в различной рецептивной

плотности головных щитков (1 – 4 у видов рода *Teratoscincus* и 10 – у эублефарид) и форме рецептора.

4. Установлено, что для филогенетического анализа гекконовых ящериц инфраотряда Gekkota наиболее важными являются 67 краниологических (включая строение зубной системы) признаков, состояния которых могут быть отмечены как примитивные или продвинутые. Выявлены 17 аутапоморфных признаков гекконовых ящериц семейства Gekkonidae, 7 – семейства Eublepharidae и 5 – семейства Diplodactylidae.

5. Филогенетический анализ, проведённый на основе изученных признаков, позволил выделить три клады, соответствующие трём основным группам внутри Gekkota: Eublepharidae, Diplodactylidae + Carphodactylidae и Gekkonidae.

6. По результатам того же филогенетического анализа внутри семейства Gekkonidae выявлена клада, объединяющая роды *Teratoscincus*, *Alsophylax*, *Cosymbotus*, *Crossobamon*, *Cyrtopodion* и *Hemidactylus*. В этой кладе сестринским таксоном для *Teratoscincus* является род *Alsophylax*. Таким образом, наши данные не подтверждают точку зрения о выделении рода *Teratoscincus* в отдельное подсемейство Teratoscincinae Kluge, 1987.

Список работ, опубликованных по теме диссертации в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Ananjeva N. B., Smirina E. M., Nikitina N. G. Dentition of *Phrynocephalus melanurus*: does tooth number depend on body size and/or age? // Rus. J. of Herp. Vol.10, № 1, 2003. p. 1 – 6.

2. Nikitina N. G., Ananjeva N. B. The skin sense organs of lizards of *Teratoscincus* genus (Squamata: Sauria: Gekkonidae) // Herpetologia Petropolitana. Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica 12 – 16 August 2003. Saint – Petersburg: 2005. p. 291 – 296.

3. Никитина Н. Г., Ананьева Н. Б. Особенности зубной системы сцинковых гекконов (*Teratoscincus*, Gekkonidae) и других гекконообразных ящериц (Gekkota, Sauria, Reptilia) // Известия РАН. Сер. Биол., №2, 2009. с. 237 – 242.

Список работ, опубликованных по теме диссертации в других изданиях:

1. Никитина Н. Г. Особенности строения зубной системы некоторых ящериц рода *Phrynoserphalus* (Agamidae) // Вопросы герпетологии. Материалы Третьего съезда Герпетологического общества имени А. М. Никольского 4-7 декабря 2000 г. Пушино-Москва, 2001. с. 200 – 202.

2. Nikitina N. G. Comparative study of skull and integument structure of gekkonid lizards of *Teratoscincus* genus // Programme & Abstracts of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica 12 – 16 August 2003, p. 119.

3. Никитина Н. Г. Особенности строения нижнечелюстных костей сцинковых гекконов (*Teratoscincus*, Gekkonidae) // Вопросы герпетологии. Материалы Третьего съезда Герпетологического общества имени А. М. Никольского 9 – 13 октября 2006 г. Санкт-Петербург, 2008. с. 314 – 318.